动 物 学 研 究 1999, Oct. 20 (5): 385~390 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综 述

转位因子和物种形成

李树深
(云南大学生物系 昆明 650091)

摘要: 叙述了各类生物的转位因子及其分类、转位机制——转位因子的重组和整合、转位因子与宿主的关系及其进化意义。转位因子与居群动态、选择和遗传漂变等密切相关,它可以使宿主获得新的机能,同时也可从宿主中丢失,甚至使居群或物种绝灭。转位因子可作为宿主的调节顺序,增强子或抑制子、启动子,使假基因变为真基因,并能调节和影响减数分裂染色体的交叉过程和基因重组,异染色质区域的分布,促使染色体断裂,进而影响染色体的结构。不仅有转位因子的垂直转移,还存在着水平转移。转位因子与物种形成之间的关系,在基因组免疫、基因组结构不相容和基因组重新组合等机制作用下,转位因子不仅为配后生殖隔离,而且还能为配前生殖隔离提供基础,导致物种形成和宗系进化。

关键词: 转位因子,重复顺序,物种形成,水平或侧向转移
中图分类号: Q349$^+$.1 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(1999)-05-0385-06

转位因子(transposable element, TE)这类可活动遗传因子,自本世纪50年代B.McClintock在研究玉米表现型时,第1次发现玉米控制因子(controlling factor)后,先后被不同学者冠以不同的名称,如跳跃基因(jumping gene),断裂基因(split gene)、自私基因或自私DNA(selfish gene DNA)等。从中看到对于这类顺序在遗传变异中的作用,有着不同的观点。进入90年代,分子生物学技术的不断进步,各类生物TE研究的深入开展,有关资料快速积累,从而对TE有了新的认识。它可以是基因组中的某些固定成分,对宿主的遗传变异有着重要的功能和调节作用,不仅能垂直转移,而且能水平或侧向转移。在生物进化和物种形成中起着明显的作用。

1 转位因子及其分类

1.1 转位因子广泛存在于原核和真核生物的五大界各类生物中,TE是一类在基因组中无固定的染色体位置的DNA片段;是无编码功能的重复顺序;可以作为一个独立的成分,在无任何同源的条件下,从染色体的一个位置转移到另一位置。这种转移不仅能在同一个染色体上,也可以在不同的染色体之间,甚至在不同的个体、居群、乃至不同物种间进行。在基因组中以散生(interspered)或丛生(cluster)方式分布,通常有很强的扩增和重复能力,能在很大程度上影响基因组,尤其是高等生物基因组的大小(核DNA含量)。转位因子的丰富度与基因组大小成正比,随基因组的增大和机体复杂性的提高而增加,同时编码基因按比例有所下降。而反转录转位因子的增加尤为明显。如LI和*Alu*在哺乳动物的基因组中,按重量约占30%。人类基因组中TE占35%,而果蝇仅为10%(Charlesworth 等,1994;Labrador 等,1997;Boeke 等,1998)。

1.2 原核生物的转位因子有插入顺序(*IS*)、转位子(*Tn*)、Mu和λ样噬菌体等,真核生物中如酵母的*Ty*,果蝇的杂交不育因子(*P. I*),玉米控制因子,脊椎动物的肿瘤病毒、反转录病毒等。不同的物种可拥有相同或同源的TE,同一物种可同时具有不同类型的TE。种类繁多的TE,目前尚无统一的分类,按其转位机制可分为两大类(King, 1992; Kidwell, 1992; Charlesworth 等, 1994; Labrador 等, 1997)。

1.2.1 以反转录因子的RNA为中介进行转位,用cDNA整合到宿主的DNA上。包括:①反转录转位

收稿日期: 1999-03-25, 修改稿收到日期: 1999-05-12

因子(retrotransposon),能编码反转录酶,有2个开放读码,如果蝇和其他真核生物中的 *Copia*、*gypsy*,酵母的 *Ty*,*Arabidopsis Tal* 等;②反转录子(retroposon),一般不具端位LTR,含有一个3′端的富AT区域。如果蝇和家蚕的 *I* 因子、*R*1 和 *R*2、*Jokey*,哺乳动物的 *LINE* 等;③反转录病毒(retrovirus),如鸟类的造白血增殖病毒 MuLV、MMTU 和免疫缺陷病毒等;④能编码反转录所需蛋白的因子,如 hepadna 病毒,植物的 caulimo 病毒,真菌的Ⅱ群内含子,植物线粒体和质体等;⑤不能编码反转录所需蛋白的因子,如脊推动物的 SINE、哺乳动物的 *Alu* 等。

1.2.2 DNA直接转位插入宿主DNA的,一般有反向末端重复子和能编码转录酶的一个开放读码。如果蝇的 *P* 因子、*hobo*,玉米的 *Ac*、*Ds*、*Mu*,爪蟾蜍的1723,线虫的 *Tcl*,海参的 *TU* 等。根据末端重复顺序的长短可细分为 SITR 和 LITR。

2 转位机制——转位因子的重组和整合

转位是TE整合到宿主基因组的结果,也是二者在新条件下重组的结果。重组是指DNA分子原有磷酸二酯键的解离和重新结合形成新的组合。每一重组都与特异蛋白有关,显示出蛋白-DNA相互作用的顺序特异性。TE的DNA分子片段能编码一个特异性的转位酶(transposae),它与整合酶有相似的结构,有特定的催化区域,以便转磷化和链的转移。转位首先在TE末端发生位置特异性的DNA断裂,然后转位酶和TE末端共同形成一个DNA靶位,靶位上依靠因子3′末端与靶位DNA共价联合完成链的转移(Labrador等,1997)。在转位过程中,TE末端产生的双股断裂(DSB),用同源染色体或姊妹染色单体作模板,因子的直接重复来填满裂口。SINE、LINE在非同源重组和DSB修复中起着重要作用(Teng等,1996)。修复期一般是在晚S期或 G_2 期。具有LTR的反转录转位中,LTR含有整个RNA转录的起始和端化信号。RNA模板的反转录是在细胞质中进行的,特异的反转录因子tRNA引导第1条DNA链的合成,第2条链则由寡嘌分子所引导,通过线转移使2条链合成,这种中间产物再移到细胞核中,因子编码的整合酶被结合到LTR顺序上,并在靶位形成DSB。而不具LTR的反转录转位因子或pol(A)型因子,其两个开放读码能编码含有亮氨酸的RNA复合体,作为转位的中间产物。另一些无LTR因子具有位置特异性整合,酵母线粒体、Ⅱ群内含子和家蚕的R2Bm因子,后者可优先插入到18 S+28 S rRNA区域(Luan等,1993)。反转录病毒 *HeTA* 和 *TART* 优先插入端粒区域和β-异染色质区域(Steinemann等,1997)。*Ty*5 也在端粒,*Ty*3 在转录起始位置的1~3核苷酸,*Ty*1 在tRNA基因的上游(Boeke等,1998)。但大多数哺乳动物的反转录转位因子随机插入者居多,与某些低等生物(如酵母)的靶位特异性形成对比。可能与各自基因组结构不无关系(Labrador等,1997)。

不同的TE各有具体的转位过程,并与宿主的生物学特征密切相关。宿主DNA的甲基化可使启动子失活;还与宿主不同组织有关,*P* 因子在果蝇的生殖细胞中,可导致不育,显示母系效应。

3 转位因子与宿主的关系

对转位因子被整合到宿主基因组后的命运及其对宿主作用的认识虽经历了较为漫长的过程,但许多具体事件,至今亦非十分清楚。初期的研究,发现非正常表现型突变体,因此认为它有一定的潜在进化意义;60~70年代大量模式阐明它在改变染色体结构和新种形成中的作用;80年代发现其自我复制能力,认定它是一种自私基因,并无特殊的进化意义。90年代后,大量TE分子生物学资料表明,它与宿主之间存在着复杂的相互关系,与生物进化和物种形成之间有着微妙的关系,并非单纯的寄生顺序作用。TE诱发的突变速度比点突变还高,TE的插入可使宿主染色体结构发生某种改变,诱发染色体突变,减数分裂异位交换(ectopic exchange)会导致染色体物质的丢失和重复,限制基因重组。从理论角度分析,无论是点突变和染色体突变,在进化过程中均存在着两面性,它既可以是有害的,将在适应进化中被淘汰;也可以是中性或有益的,那么就可能在进化中得以保留和固定,进而扩散和转移。这种进化命运不仅与TE自身的结构特征相关,而且还与宿主的各种生物特征和种群结构密切相关,还与宿主的栖息环境相关。所以TE的居群动态与转位、切割、选择和遗传漂移等诸因素有关(Charlesworth等,1994;Labrador等,1997)。TE不仅能让生物体获得新的机能,发生遗传变异,丰富和促进物种进化,形成新种;而且还可能从宿主丢失,甚至使居群或物种绝灭,图1是这种关系的简单示意。

TE对宿主有明显的调节作用,可以作为某些基因的调节顺序,如沙门氏杆菌不同鞭毛抗原类型

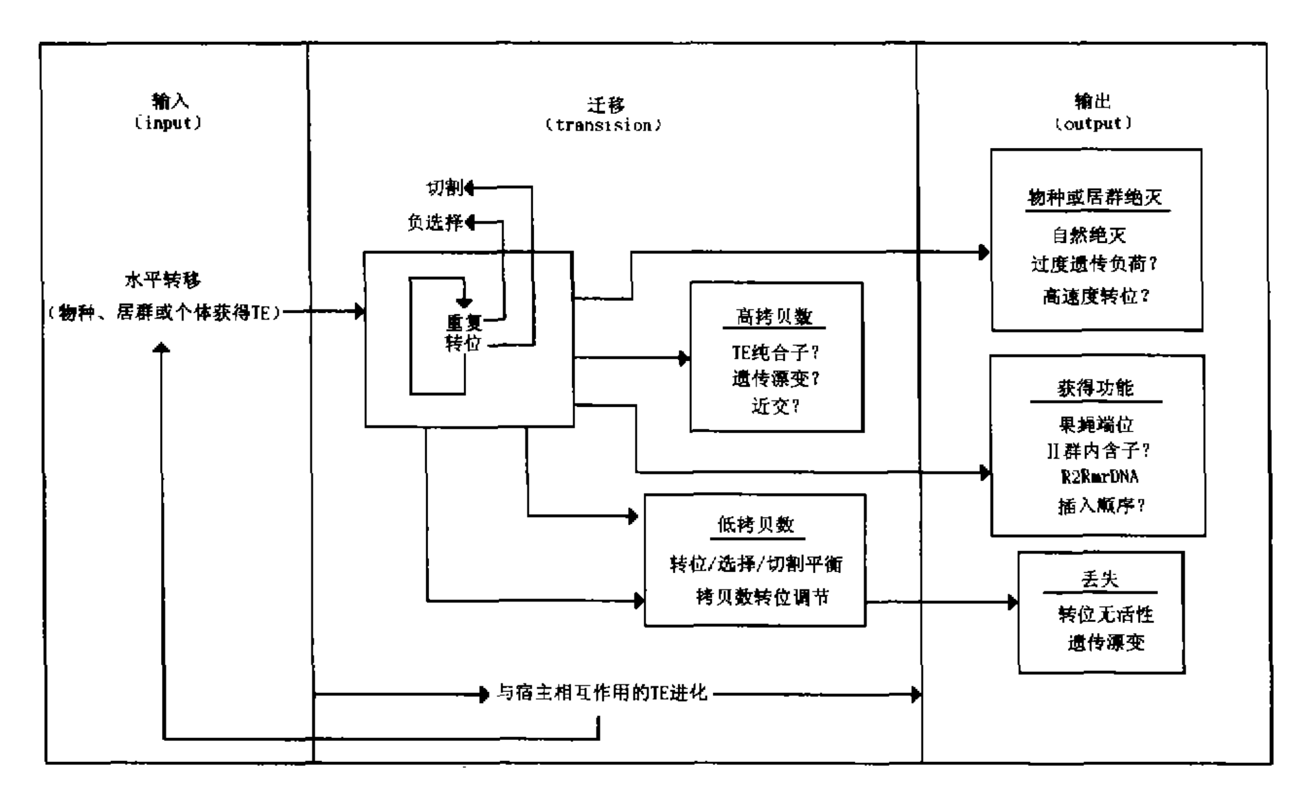


图 1　TE 与宿主的相关进化示意图（依 Labrador 等，1997）

Fig.1　Schematie representation of transposable element evolution in relation to the host (by Labrador *et al*., 1997)

的分化，酵母的性别分化、锥虫表面糖蛋白的抗体分化、细菌桔抗决定子的产生。也可作为增强子(enhancer)或抑制子(silencer)(Sternberg 等，1992)。一种反转录病毒样 TE 可以对小鼠的性别限制基因起增强作用；*Alu* 可对 α－球蛋白基因起抑制负调节作用。还可作为启动子顺序，大鼠的肿瘤调节基因(oncomodulin)和小鼠的 MIPP 基因的启动子成分含有反转录病毒样 TE 的 LTR(Banville 等，1989)，某些假基因，可以因 TE 的插入而成为真基因(King，1992)。又如 *blood* 反转录转位因子对葡萄糖－3－磷酸脱氢酶外显子 7 的插入可诱导 GPDH－4 异构酶，GPDH－1－GPDH3 异构酶的表达，玉米的一种反转录转位因子可以控制多聚丰乳酸醛酸酶基因的表达(Labrador 等，1997)。

TE 能调节减数分裂同源染色体的交叉过程和基因重组，影响染色体的断裂，并与染色体的异染色质区分布有关，进而影响染色体的结构(Lyttle 等，1992；Wichmann 等，1992)。

但是，TE 受宿主基因组的反作用也是存在的，而且贯穿于宿主的生命全过程，包括组织特异性表达、RNA 加工，编码的蛋白质，反转录和双链 DNA 的整合等。*Hairy-wing* 基因的抑制因子可作用于 *gypsy* 的转录，*flam* 基因也能影响其活跃程度；*Copia* 处于 $Su(f)$. $Su(W^a)$2 位点的调控之下。类固醇激素能活化转位因子。宿主所处的环境条件(如湿度、醇类、过氧化氢、各种诱变剂、缺氧等)也能促进或抑制 TE 的活性(Breninsky 等，1992)。

4　水平或侧向转移

4.1　同一物种或居群内世代间的 TE 转移，称为垂直转移（vertical transfer），而不同物种或居群、甚至不同高级分类单元（属、科……界）之间核基因组间的遗传信息和 TE 的转移，一般称其为水平或侧向转移（horizontal or lateral transfer），也叫遗传信息的无性转移。近 20 年来，各种人工转基因生物的问世，暗示自然界进化过程也可能存在着这种转移遗传信息的机制。但是观察和确认自然界中的水平转移是比较困难的。近年来，随着 DNA 测序方法的不断更新，测序速度的加快，被测分类单元的迅速增长，有关顺序的比较信息日趋丰富，发现了许多顺序变异与宗系系统发育之间存在着矛盾，物种系统树和基因系统树之间出现不一致，有关顺序的系统发育信息呈现明显的不连续分布。这些都可能表明有关顺序和遗传信息的水平转移。但

是，对有关顺序必须作同源性核定，以排除平行、趋同和不等速变异的干扰。同时，内共生理论的确立，表明远缘基因组的融合和转移的事实是客观存在的。

近 10 年来，已积累了不少的水平转移的资料，不仅在原核生物和真核生物内部各自存在着水平转移，而且在二者之间也有水平转移的情况。原核生物向真核生物转移的，如结肠阿米巴（*Entamoeba histolytica*）的 Fe-SOD，酵母的醛缩酶Ⅱ基因、真菌的细胞色素 P－450，植物核糖体蛋白 L21 和 L22（Martin 等，1990）等。真核生物向原核生物转移的，如葡萄糖－6－磷酸异构酶基因，甘油醛－3－磷酸脱氢酶（Gapdh）基因，核糖核酸酶 H(RH)基因、Fn 3 等。在原核生物中，大肠杆菌染色体的镶嵌结构、沙门氏杆菌（*Salmonella*）的毒力因子，血清型共同表面抗原，衣壳抗原和链球菌拮抗株的出现等，都暗示存在着水平转移（Syvann，1994）。至于真核生物之间的水平转移，见表 1。

表 1　真核生物 TE 水平转移例证

Table 1　The examples of horizontal transfer for eukaryotic transposable elements

转位因子(TE)		分类单元(taxon)	文献(references)
DNA-DNA	*Ac/hobo*	果蝇、玉米	Simmons，1992
转位因子	*Mariner*	果蝇的种间、属间，其他昆虫和节肢动物	Robertson，1993
	P 因子	果蝇属间和绵羊绿头蝇	Simonelig 等，1991
	Tcl	果蝇，线虫	Prasad 等，1991
反转录子	*Jokey*	果蝇种间	Miztokhi 等，1990
(retroposon)	*R*1、*R*2	昆虫、寄生蜻、果蝇种间	Jakubczak 等，1991；Burke 等，1993
	LINE	玉米、人类、小鼠、蚕、果蝇、蚊子、Lilly	Mouchés 等，1992
反转录转位因子	*Ty*－1－*Copia*	果蝇种间	Stacey 等，1986
(retrotransposon)		果蝇/酵母	Yuki 等，1986
		Arabidopsis	Korieczny 等，1991
		植物、鲟鱼	Flavell，1992
		无尾两栖类、爬行动物	Flavell 等，1995
	*Ty*3－*gypsy*	鲑鱼、鳟、鲫、狗鱼、河豚	Tristem 等，1995；Poulter 等，1998
		松、Lilly	Xiong 等，1988
		有尾两栖类	Marrcci 等，1996
		鲱鱼、海鞘、棘皮动物	Britten 等，1995
	SINE	乌贼、哺乳动物、鲑鱼、龟	Ohshima 等，1993
可动内含子	Cox 1Ⅱ群内含子	酵母属间	Hardy 等，1991
	Ⅰ群内含子	丝状真菌、噬菌体	Michel 等，1981

4.2　水平转移的机制　细菌种间的交换机制包括转化、接合（conjugation）和转导（transduction）可以解释其水平转移。但在真核生物中实现这种交换的机制知之甚少。在某些情况下，如密切的共生关系，机械接触，可使供、受体之间发生顺序转移和交换。而另一些情况，实现这种转移需要载体或媒介（vector），尽管供、受体之间处于生殖隔离状态，仍可以相互感染，实现二者间的顺序转移。这些媒介包括病毒、支原体、螺旋质体（spiroplasm）、细菌、原生动物、线虫、霉菌、真菌、甚至小型节肢动物，而病毒和细菌质粒应为首选者（Kidwell，1993）。不同哺乳动物间反转录病毒作为载体的证据不断积累。RNA 肿瘤病毒可使宿主的 mRNA 在细胞间发生转移。80 年代有人提出核多角体病病毒（NPVS）具有比其他病毒更适用于作媒介的特征：它具有能容纳大量附加 DNA 而不丢失活性的能力，复制位置与核 DNA 邻近。例如鳞翅目中苜蓿尺蠖与卷心菜尺蠖之间的转位因子 *TED* 和 *IFP*2 的转移与 NPV_s 有关。最近有人报道一种半寄生的螨（*Proctolaelaps regalis*）可能是果蝇种间 DNA 顺序水平转移的载体。它与果蝇同域分布，其取食方式类似微量注射法。有尾两栖动物的 HsrlA（一种 *Ty3/Copia* TE）的水平转移，真菌起着潜在作用（Marracci 等，1996）。

5　TE 与物种形成

物种形成的界定是新种与祖先种之间形成不可逆的生殖隔离，两者之间中断其基因流，继而各自进入不同的进化路线。学术界普遍地认定有异域物种形成和同域物种形成两种方式。TE 水平转移的确证，对同域物种形成方式是一个支持。

在生物进化中，尤其是适应进化、TE 的重组、附加和遗传转移系统比基因组的点突变更有意义。结构基因并非直接包含在物种形成之中，而染色体突变比它具有更重要的作用，TE 活动能诱发染色体突变。由 TE 插入引起的突变频率高于点突变。调节

基因和调控调节基因的顺序更多地影响代谢、重要的表现型变化和适应进化(Shapiro,1992)。由TE引起的插入突变在很大程度上作用于调节基因,并能活化某些隐秘基因。重复DNA、TE的扩增是基因组重排的媒介。因此,TE与物种形成之间,通过对调节系统和染色体结构的作用、形成密切相关。

TE作为一种生物大分子,它与进化意义的物种形成之间的机制有3点值得注意:

5.1 基因组免疫

若一个隔离居群不拥有或丧失了别的居群广泛存在的一种TE,那么,该居群就缺乏对这种TE的免疫能力。隔离居群与别的居群中个体间的交配,将会由于新的分裂TE的增殖而导致不正常。这种不正常会使 F_1 和 F_2 的不育,而建立起配后隔离机制。在自然界,为避免配子的浪费,能量的损耗,自然选择有可能作用于诸如行为和机械隔离等配前隔离机制的建立。在这方面 *Drosophila melanogaster* 提供了证据。杂交不育就是例证。

5.2 基因组结构和形态的不相容

这是指由于TE的活动,不等交换、基因转换、异位切割等原因,致使散生和丛生重复顺序及位置和数目的变化。虽然这种变化并非总是功能性的,但它可以扰乱染色体相互作用过程,而导致不育。最简单的结果,可以扰乱减数分裂识别混乱,产生不分离和配对失败。TE还可以导致染色体的易位、倒位、缺失和融合等结构变化。这些染色体的结构变化,在一定条件下,会诱发杂交不育,而成为配后隔离机制。如P-M和I-R系统,可使X染色体不分离,并影响染色体的断裂,而导致败育。重复DNA在染色体或近心区域的分布,有生育力效应。重复DNA的扩增可以引起简单顺序和重复顺序分布和排列的变化,如异染色质的数量和分布的变化,而使核型发生结构形态变异,出现种的分化。北美无肺螈属(*Plethodon*)的各种,染色体的相对长度、着丝点指数并无差异,但染色体的总绝对长度有倍性的变化。这是重复顺序扩增而导致种的分化。

5.3 基因组的重新装配组合

这是指除上述2种机制中所涉非编码重复DNA外,一些与调节功能有关的顺序。这些顺序由于TE的插入而诱发重新组合装配,从而使其分布和顺序发生改变,它又可以用协调和复合的方式,影响机体的发育过程,建立体现在发育和分化上的新的遗传程序,最后使居群发生分化,形态和生理特征发生分歧,甚至建立配前隔离机制。发育过程的遗传重组可以导致物种形成的进化结果(Shapiro,1992)。

参考文献

Alberola T M, de Frutos R, 1993. *Gypsy* homologous sequences in *Drosophila subobscura* (*gypsy DS*)[J]. *J. Mol. Evol.*, **36**: 127-135.

Banville D, Rotaru M, Boie Y, 1992. The intracisternal A particle derived *golo* LTR protomotor of the rat oncomodulin gene is not present in the mouse gene[J]. *Genetica*, **86**: 85-97.

Boeke J D, Devine S E, 1998. Yeast retrotransposons: Finding a nice quiet neighborhood[J]. *Cell*, **97**(3): 1087-1089.

Breninsky L, Hamphreys T P, Hunt A, 1992. Evolution of the transposable elements *Uhu* in five species of Hawaiian *Drosophila*[J]. *Genetica*, **86**: 21-25.

Britten R J, McCormack T J, Mears T L *et al*, 1995. *Gypsy/Ty* 3-class retrotransposons integated in the DNA of herring, tunicate and echinoderms[J]. *J. Mol. Evol.*, **40**(1): 13-24.

Burke W D, Eickbush D G, Xiong Y *et al*, 1993. Sequence relationship of retrotransposable elements *R*1 and *R*2 within and between divergent insect species[J]. *Mol. Biol. Evol.*, **10**: 163-185.

Charlesworth B, Sniegowski P, Stephan W, 1994. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes[J]. *Nature*, **371**: 215-220.

Cizeron G, Lemeunier F, Leevenbruck C *et al*, 1998. Distribution of retrotransposable elements 412 in *Drosophila* species[J]. *Mol. Biol. Evol.*, **15**: 1589-1599.

Flavell A J, 1992. *Ty*-1-*copia* group retrotransposons and evolution of reproelements in the eukaryotes[J]. *Genetica*, **86**: 203-214.

Flavell A J, Jackson V, Iqbal M P *et al*, 1995. *Ty*-1-*copia* group retrotransposon sequences in Amphibia and Reptilia[J]. *Mol. Gen. Genet.*, **246**(1): 65-71.

Hardy C M, Clarkwalker G D, 1991. Nucleotide sequence of the *COX*1 gene in *Kluyveromyces lactis* mitochondrial DNA: evidence for recent horizontal transfer of a group Ⅱ intron[J]. *Curr. Genet.*, **20**: 99-114.

Hickey D A, 1992. Evolutionary dynamics of transposable elements in prokaryotes and eukaryotes[J]. *Genetica*., **86**: 269-271.

Jakubczak J L, Burke W D, Eickbush T H, 1991. Retrotransposable elements *R*1 and *R*2 interrupt the rRNA gene of most insects[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **88**: 3289-3294.

Kidwell M G, 1992. Horizontal transfer of *P* elements and other short inverted repeat trancposons[J]. *Genetica*, **86**: 275-286.

Kidwell M G, 1993. Lateral transfer in natural population of eukaryotes[J]. *Annu. Rev. Genet.*, **27**: 235-256.

King C C, 1992. Modular transposition and dynamical structure of eukaryote regulatory evolution[J]. *Genetica*, **86**: 127-142.

King M, 1993. Species evolution: the role of chromosome change[M]. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Konieczny A, Voytus D F, Cummings M P *et al*, 1991. A superfamily of *Arabidopsis thaliana* retrotransposons[J]. *Genetics*, **127**: 801-809.

Labrador M, Corces V G, 1997. Transposable elements-host interactions: Regulation of insersion and excision[J]. *Annu. Rev. Genet.*, **31**: 381 - 404.

Luan D D, Korman M H, Jakubezak J L *et al*, 1993. Reverse transcription of R2Bm RNA is primed by a nick at the chromosomal target site: A mechanism for nonLTR retrotransposition[J]. *Cell*, **72**: 595 - 605.

Liyttle T W, Haymer D S, 1992. The role of the transposable elements *hobo* in the origion of endemic inversions in wild populations of *Drosophila melanogaster* [J]. *Genetica*, **86**: 113 - 126.

Marracci S, Batistone R, Pesole G *et al*, 1996. *Gypsy/Ty3* - like elments in the genome of the Terrestrial Salamander *Hydromantes* (Amphibia, Urodela)[J]. *J. Mol. Ecol.*, **43**(6): 583 - 593.

Martin W, Lagrange T, Li Y F *et al*, 1990. Hypothesis for the evolutionary origin of chloroplast ribsomal protein L21 of spinch[J]. *Curr. Genet.*, **18**: 553 - 556.

Michel F, Cummings D J, 1985. Analysis of class I introns in a mitochondrial plasmid associated with senescense of *Podospora anserina* reveals extraordinary recemblance to the *Tetrahymena ribosomal* intron[J]. *Curr. Genet.*, **10**: 69 - 79.

Mizrokhi L J, Mazo A M, 1990. Evidence for horizontal transmission of the mobile elements *Jockey* between distant *Drosophila* species[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **87**: 9216 - 9220.

Mouches C, Benseadi N, Salvado J C, 1992. Characterization of a LINE retroposon despersed in the genome of three non-sibling *Aedes* mosquito species[J]. *Gene.*, **120**: 183 - 190.

Ohshima K, Koishi R, Matsuo M *et al*, 1993. Several short interspersed repetitive elements (SINEs) in distant species may have originated from a common ancestral retrovirus: characterization of a squid *SINE* and a possible mechanism for generation of tRNA-derived retroposons[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **90**(13): 6260 - 6264.

Pimpinell S M, Berloco L, Panti P *et al*, 1995. Transposable elements are stable structural components of *Drosophila melanogaster* heterochromatin[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**: 3804 - 3808.

Prasad S S, Itarris L J, Baillie D L *et al*, 1991. Evolutionary conversed regions in *Caenorhabditis* transposable elements deduced by sequence comparison[J]. *Genome*, **34**: 6 - 12.

Poulter R, Butter N, 1998. A retrotransposon family from the pufferfish (fugu) *Fugu rubripes*[J]. *Gene.*, **215**(2): 241 - 249.

Robertson M M, 1993. The *mariner* transposable elements is widespread in insects[J]. *Nature*, **362**: 241 - 245.

Sharpiro J A, 1992. Natural genetic engineering in evolution[J]. *Genetica*, **86**: 99 - 111.

Simmons G M, 1992. Horizontal transfer of *hobo* transposable elements within the *Drosophila malanogaster* species complex: evidence from DNA sequencing[J]. *Mol. Biol. Evol.*, **9**: 1050 - 1060.

Stacey S M, Lansman R A, Brock H W, 1986. Distribution and conservation of mobik elements in the genus *Drosophila* [J]. *Mol. Biol. Evol.*, **3**: 522 - 534.

Sternberg R M, Novick G E, Cao G P *et al*, 1992. Genome canalization: the coevolution of transposable and interspersed repetitive elements with single copy DNA[J]. *Genetica*, **86**: 215 - 246.

Steinmann M, Steinemann S, 1997. The Enigma of Y chromosome degeneration: *TRAM*, a novel retrotransposon is preferentially located on the Neo-Y chromosome of *Drosophila miranda* [J]. *Genetics*, **145**: 261 - 266.

Syvanan M, 1994. Horizontal gene transfer: Evidence and possible consequences[J]. *Annu. Rev. Genet.*, **28**: 237 - 261.

Teng S S, Kin C, Gabriel A, 1996. Retrotransposon reversetranscriptase-mediated repair of chromosomal breaks[J]. *Nature*, **383**: 641 - 644.

Tristem M, Kabat P, Herniou E *et al*, 1995. *Easel*, a *gypsy* LTR-Retrotransposon in the Salmonidae[J]. *Mol. Gen. Genet.*, **249**(2): 229 - 236.

Wichman H A, van Den Bussche R A, Hamilton M J *et al*, 1992. Transposable elements and the evolution of genome organization in mammals[J]. *Genetica*, **86**: 287 - 293.

Xiong Y, Eickbush T H, 1988. Similarity of reverse transcriptase-like sequences of viruses transposable elements and mitochondrial introns [J]. *Mol. Biol. Evol.*, **5**: 675 - 690.

Yuki S S, Ishimaru S, Inouye S *et al*, 1986. Identification of genes for reverse trancriptase-like enzymes in two *Drosophila* retrotransposons, 412 and *gyspy*: a rapid detection method of reverse trancriptase genes using YXDD box probe[J]. *Nucleic. Acids. Res.*, **14**: 3017 - 3030.

TRANSPOSABLE ELEMENT AND THE SPECIATION

LI Shu-shen

(*Biology Department of Yunnan University, Kunming* 650091)

Abstract: The transposable element (TE) is considered to be a kind of repetitive sequence. TE and its category of various organisms and the transposition mechanism—the recombination and integration, the relationship for TE and host and the evolutionary significance of TE have been described in this paper. There is a close relationship between TE and population dynamics, natural selection, and genetic drift. TE can make the host to get new function, meantime may get lost from the host even the extinct of population or species. TE has been reported as gene regulatory sequences, enhancer, silencer and promotor regions. It may change pseudogene into true gene. It can regulate and influence the mitotic chromosomal crossover process, gene recombination, chromosome breakage and heterochromatin distribution so as to affect the chromosome morphology and construction. TE possess not only vertical transfer but also the horizontal or lateral transfer. With the mechanisms of genome immnuity, mechanical geneome incompatability and genome resetting, TE may provide the base for post-mating isolation and even the pre-mating one to lead to the speciation and lineage evolution.

Key words: Transposable element, Repeat sequence, Speciation, Horizontal, Lateral transfer